Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkernes

von

G. Haberlandt,

o. ö. Professor an der k. k. Universität Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. März 1889.)

In neuerer Zeit sind auf botanischem Gebiete einige Abhandlungen veröffentlicht worden, welche sich auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen und physiologischer Experimente mit der Function des Zellkernes in vegetativen Zellen beschäftigen und nach dieser Richtung hin die Beobachtungen und Schlussfolgerungen zu ergänzen versuchen, welche sich hinsichtlich der Bedeutung des Zellkernes aus dem Verhalten der Kerne der Sexualzellen ergeben haben.

In meiner 1887 erschienenen Schrift „Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen“ [1] habe ich gezeigt, dass die Lage des Kernes in sich entwickelnden Pflanzenzellen mit grosser Deutlichkeit darauf hinweist, dass der Kern bei den Wachsthumsprocessen der Zelle, speciell beim Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut, eine bestimmte Rolle spielt. Wo in einer jungen Zelle localisirtes Dicken- oder Flächenwachsthum der Zellmembran stattfindet, dort ist in der Regel auch der Kern zu finden.

Ungefähr gleichzeitig mit mir hat sich auch Klebs [2] mit der Frage nach der Bedeutung des Zellkernes beschäftigt. Er

---

[1] Verlag von Gust. Fischer, Jena.

[2] Über den Einfluss des Kernes in der Zelle, Biolog. Centralblatt, VII. Bd., 1887, Nr. 6; Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, herausgegeben von Pfeffer, II. Bd. 1888, S. 551 ff.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schlug hiebei den experimentellen Weg ein, den auf zoologischem Gebiete bereits früher Gruber und Nussbaum erfolgreich betreten hatten. Klebs brachte *Zygnema-*, *Spirogyra-* und *Oedogonium*-Fäden, ferner Blätter von *Funaria hygrometrica* in 16- bis 25-procentige Rohrzuckerlösung, so dass die Zellen plasmolysirt wurden. Die sich contrahirenden Plasmakörper zerfielen dabei sehr häufig in zwei getrennte Hälften, von denen die eine den Kern enthielt, die andere kernlos war. Das weitere Verhalten der beiden Theilstücke war ein sehr verschiedenes; nur die kernhaltigen Hälften waren im Stande, sich mit einer neuen Zellmembran zu umkleiden und in die Länge zu wachsen.

Die von mir und von Klebs mitgetheilten Beobachtungen und Schlussfolgerungen betreffs der Function des Zellkernes ergänzen sich gegenseitig in zufriedenstellender Weise, und zwar um so mehr, als aus den neuesten Untersuchungen von Krabbe,[1] Klebs[2] und Noll[3] sehr deutlich hervorgeht, dass die Dicken- und Flächenzunahme[4] der Zellwände in gewissen Fällen wohl ausschliesslich durch Aufeinanderlagerung, respective Ineinanderschachtelung successive neugebildeter Häute und Kappen zu Stande kommt.

Nachdem mir die oben erwähnten, interessanten Versuche von Klebs genauer bekannt geworden, stellte ich mir die Frage, ob nicht die von dem genannten Forscher durch Plasmolyse künstlich herbeigeführte Theilung des Plasmakörpers in eine kernlose und kernhältige Partie bei gewissen Pflanzen auf natürlichem Wege im normalen Entwicklungsgange der betreffenden Zellen zu Stande komme. Bejahenfalls war dann zu erwarten, dass die beiden Theilstücke des Plasmakörpers in

---

[1] Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Pringsheim's Jahrbücher XVIII. Bd., S. 346 ff.

[2] L. c. S. 512 ff.

[3] Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran, Würzburg 1887.

[4] Ich wähle hier absichtlich den Nichts präjudizirenden Ausdruck „Dicken- und Flächenzunahme" statt „Wachsthum", weil ich mich über die zwischen Krabbe und Klebs bestehende Meinungsverschiedenheit, ob die Aufeinanderlagerung successive neugebildeter Häute als „Dickenwachsthum" zu definiren sei, oder nicht, an dieser Stelle nicht aussprechen möchte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bezug auf Zellhautbildung sich ebenso verhalten würden, wie die von *Zygnema* etc. in den Klebs'schen Versuchen. Nach einigen fruchtlosen Bemühungen fand ich zunächst in den Haaren verschiedener Cucurbitaceen die gesuchten, sehr lehrreichen Objecte.

Bei *Bryonia dioica* zeigen an älteren Laubblättern die kurzen steifen Borstenhaare sehr auffallende und eigenthümliche Zellwandverdickungen.[1] Eine recht häufig vorkommende Art der Verdickung ist die, dass eine oder die andere von den zwischen der Endzelle und der Basis des Haares gelegenen Haarzellen ihre akroskope Querwand sehr stark verdickt, wobei die Verdickung auch auf die freien Aussenwände der Zelle übergreift (Fig. 3). Gegen die basiskope Querwand zu nimmt die Dicke der Schichten allmälig ab und erstere bleibt dann, vom Rande abgesehen, vollständig unverdickt. Dass diese secundären Verdickungsmassen durch Aufeinanderlagerung successive neugebildeter Cellulosehäute zu Stande kommen, wie dies Krabbe in seiner oben citirten schönen Abhandlung zuerst für die Bastzellen der Apocyneen und Asclepiadeen gezeigt hat, ist mir im hohen Grade wahrscheinlich. Was nun den Zellkern betrifft, so fand ich denselben, solange die Dickenzunahme andauerte, fast immer dort, wo die Verdickung am mächtigsten war, im oberen Ende der Zelle, der sich verdickenden Querwand angeschmiegt.

Nicht minder häufig ist eine andere Art der Verdickung, welche in ihren Consequenzen für uns von grösserem Interesse ist. Die secundäre Verdickung beschränkt sich hiebei auf die freien Aussenwände und die angrenzenden Theile der Querwände der betreffenden Haarzelle. Indem die Verdickungsmassen in der Mitte der Zelle eine grössere Dicke erreichen als an den Enden derselben, erscheinen sie in Gestalt eines breiten, gegen das Zelllumen zu vorspringenden Ringwulstes, welcher den Plasmakörper in seiner Mitte beträchtlich einschnürt. Bisweilen kommt es nun vor, dass der Ringwulst sich bis zur Berührung seines

---

[1] Zum Zwecke der mikroskopischen Beobachtung erscheint es nothwendig, die stark mit kohlensaurem Kalk inkrustirten Wände vorher mit verdünnter Salzsäure oder Essigsäure zu entkalken. Die Tinction der Zellkerne wurde mit Borax-Carmin oder Methylgrün-Essigsäure vorgenommen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

inneren Randes verbreitert; dann wird der Plasmakörper in zwei getrennte Theile zerlegt, welche nicht selten annähernd gleich gross sind. Die eine Hälfte des Plasmakörpers enthält den Zellkern, die andere dagegen ist kernlos. Hier hat also die normale Verdickung der Seitenwände zu dem gleichen Ergebniss geführt, wie in den Klebs'schen Versuchen die künstlich eingeleitete Plasmolyse. Das weitere Verhalten der beiden Hälften des Plasmakörpers entsprach vollkommen der gehegten Erwartung. Wenn nämlich die Bildung von Cellulosehäuten fortgesetzt wird (was aber nicht immer der Fall ist), so bildet nur jene Hälfte des Protoplasten neue Zellhäute, welche sich im Besitze des Kernes befindet. Diese neugebildeten Häute legen sich in bogigem Verlaufe, Kappen bildend, an den Ringwulst an; eine sehr deutliche Grenzlinie scheidet sie von diesem letzteren. Gegen die Querwand zu keilen sich die Häute, sowie die Schichten des Ringwulstes allmählig aus. Die den Kern enthaltende Hälfte des Plasmakörpers umkleidet sich also nur auf der einen Seite mit einer Zellhaut, so dass die Einkapselung keine vollständige ist.

Der vorstehend beschriebene Fall beruht auf extrem starker Verdickung des Ringwulstes und tritt desshalb nur selten ein. Gewöhnlich wird der Plasmakörper nur mehr oder minder stark eingeschnürt, die beiden Hälften desselben bleiben durch eine entsprechend schmale Brücke miteinander verbunden. Auch in diesem häufigeren Falle vermag nur die im Besitze des Kernes befindliche Hälfte des Protoplasten sich einzukapseln. Es werden wie vorhin neue Zellhäute in Form von Kappen gebildet, welche sich an den Ringwulst anlegen und mit ihrem geschlossenen Scheitel das schmale Verbindungsstück zwischen den beiden Hälften des Plasmakörpers durchschneiden. (Fig. 2). Gleich mit der Bildung der ersten Kappe wird also die Trennung der beiden Hälften vollzogen. Die kernlose Hälfte bleibt wieder uneingekapselt. Auch dieser Fall findet in den Versuchsresultaten von Klebs sein Analogon.[1] Bei *Oedogonium* werden nach Eintritt der Plasmolyse seitens des Protoplasten Plasmablasen ausge-

[1] L. c. S. 554.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stossen, welche, falls sie mit ersterem in Verbindung bleiben, sich gleichfalls mit einer Zellhaut umkleiden. „Es konnte dann allerdings sich ereignen, dass bei der Anlage der nächsten Zellwandschicht von Seite des Protoplasten das Loch verschlossen wurde, so dass die Blase isolirt und zu Grunde gerichtet wurde."

In einer dritten Reihe von Fällen verdicken sich die freien Aussenwände der Haarzellen nicht in Form eines Ringwulstes; der innere Contour der secundären Verdickungsmassen zeigt vielmehr einen unregelmässig welligen, oft auch ziemlich geraden Verlauf. Es kommt so also auch zu keiner Einschnürung des Plasmakörpers. Nichtsdestoweniger tritt auch hier sehr häufig eine Trennung desselben in zwei meist ungleich grosse Hälften ein, indem sich ohne vorausgegangene Contraction oder spontane Isolirung ein Theil des Protoplasten, und zwar derjenige, welcher den Kern enthält, mit einer Anzahl ineinandergeschachtelter Zellhautkappen umgibt, welche sich seitlich an die schon vorhandenen Schichten anlegen und gegen die betreffende Querwand zu allmählig auskeilen. (Fig. 1.) Die einzelnen Kappen stehen an ihren Scheiteln mit einander häufig nicht in unmittelbarer Berührung, sondern lassen oft breitere, nach unten zu blind auslaufende Zwischenräume zwischen sich frei, in denen kleine Plasmaportionen enthalten sind. Das Gleiche hat bereits Krabbe bei der Einkapselung des Protoplasmas in den Bastzellen der Apocyneen und Asclepiadeen beobachtet und eingehend beschrieben. Die oft sehr beträchtliche kernlose Plasmapartie, welche sich ausserhalb der eingekapselten Hälfte im Zelllumen befindet, scheint früher oder später zu Grunde zu gehen. Doch kann ich darüber keine näheren Angaben mittheilen.

Die gleichen Erscheinungen habe ich mit unwesentlichen Modificationen auch an den Haaren der Laubblattunterseite von *Sicyos angulatus* beobachtet. Die Haare dieser Pflanze sind zwar ziemlich klein, doch bestehen sie aus relativ längeren Zellen, als jene von *Bryonia dioica*, so dass bei ringwulstförmiger Verdickung der Seitenwände die vollständige Trennung des Protoplasten in zwei Hälften häufiger eintritt als bei *Bryonia*. Fig. 6 und 7 zeigen, wie auch hier bloss die im Besitze des Kernes befindliche Hälfte des Protoplasten durch einmalige oder wiederholte Kappenbildung sich partiell

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einkapselt. Eine Encystirung der kernlosen Hälfte habe ich niemals wahrgenommen.

Die vorstehend beschriebenen Membranverdickungen und Membranneubildungen sind in jüngster Zeit auch von Kohl[1] an den Haaren verschiedener Cucurbitaceen beobachtet worden. Seine Angaben beziehen sich zwar nicht auf *Bryonia* und *Sicyos*, sondern auf *Momordica Elaterium* und *Lagenaria vulgaris*, doch handelt es sich hier offenbar um ganz die gleichen Erscheinungen. Wenn auch Kohl die hier in erster Linie erörterten Beziehungen der Membranneubildung, respective Einkapselung des Protoplasmas zum Zellkerne ganz unberücksichtigt gelassen hat, so muss ich doch mit einigen Worten auf Figur 7 der Kohl'schen Abbildungen und die dazugehörige Erläuterung eingehen. Es werden in dieser Figur zwei Haarzellen von *Momordica* abgebildet. Das Lumen der oberen Zelle erscheint durch einen Ringwulst in zwei Theile zerlegt. Oberhalb der Verstopfung des Lumens — sagt nun Kohl — ist eine Kappe (K_1) bereits ausgebildet, unterhalb jener eine in Bildung begriffen (K_2). In der citirten Figur ist aber bloss die Kappe K_1 deutlich erkennbar. Nach meinen Beobachtungen bei *Bryonia* muss ich annehmen, dass in dieser Hälfte des Zelllumens sich der Kern befand, welcher von Kohl jedoch nicht gezeichnet wurde. Die angeblich in der anderen Plasmapartie (unterhalb der Verstopfung des Lumens) in Entstehung begriffene Kappe K_2 ist als solche in der Zeichnung nicht erkennbar. Ich muss auch lebhaft bezweifeln, dass hier, in der kernlosen Hälfte des Plasmakörpers, eine Zellhautkappe in Bildung begriffen war. Es müsste sich denn der Kern vor der Durchschnürung des Protoplasten getheilt haben, so dass jede Hälfte ihren eigenen Kern erhielt, was aber sehr unwahrscheinlich ist. Jedenfalls ist Kohl die Analogie dieses ganzen Durchschnürungs- und nachträglichen Einkapselungsvorganges mit den von Klebs an plasmolysirten Algenzellen beobachteten Erscheinungen entgangen, da er sonst wohl auch das Verhalten, respective die Lage des Zellkernes berücksichtigt hätte.

Übrigens habe ich, um sicher zu gehen, nachträglich auch *Momordica Elaterium* untersucht, wobei mir allerdings nur auf-

[1] Wachsthum und Eiweissgehalt vegetabilischer Zellhäute, Bot. Centralblatt, 1889, Nr. 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geweichtes Herbar-Material zur Verfügung stand. Auch bei dieser Pflanze sind, wie vorauszusehen war, blos die kernhältigen Theile der Haarzellen im Stande sich einzukapseln. Die in Figur 5 dargestellte Zelle ist desshalb von Interesse, weil hier der ganze Plasmakörper durch wiederholte Kappenbildung in vier Portionen getheilt wurde, wovon zwei grösser und zwei kleiner sind. Noch bemerkenswerther ist die in Figur 4 abgebildete Haarzelle, welche allerdings einen Ausnahmsfall vorstellt. Zuerst war hier eine ringwulstförmige Verdickung der Seitenwände eingetreten, die aber nicht bis zur Durchschnürung des Protoplasten fortschritt. Dann trat am oberen Zellende ausgiebige und wiederholte Kappenbildung auf; schliesslich kapselte sich der Zellkern mit dem ihn umgebenden Protoplasma durch eine ringsum geschlossene Zellhaut ein, welch letztere sich auf der einen Seite, wo sie beträchtlich dicker war, an die jüngste Kappe anlegte. Hier war die sich einkapselnde Plasmaportion um vieles kleiner, als der übrige Theil des Protoplasten, welcher uneingekapselt blieb. Es geht demnach aus diesem Beispiele besonders deutlich hervor, dass die Einkapselung nicht von der Grösse der betreffenden Plasmaportion, sondern von der Anwesenheit des Zellkernes abhängt.

Recht lehrreiche Objecte zum Studium der uns hier interessirenden Frage sind ferner die Bastzellen der Asclepiadeen und Apocyneen sowie einiger anderer Pflanzen. Krabbe hat in seiner oben citirten Abhandlung auf die zum Theile schon früher bekannten localen Erweiterungen dieser Bastzellen hingewiesen und die damit einhergehenden Einkapselungen des Protoplasmas ausführlich beschrieben. Es handelt sich hier um eine vollständige Encystirung einzelner Plasmapartien durch ringsum geschlossene Zellhäute; der Einkapselung geht häufig eine Zertheilung des Protoplasten in mehrere isolirte Plasmapartien voraus, welche sich in die localen Erweiterungen zurückziehen und sich hier einkapseln. Diese Durchschnürung des Protoplasten wird durch locale Membranverdickungen verursacht, oder doch angeregt. Nicht immer geht aber der Einkapselung eine derartige Isolirung des Protoplasmas voraus: „wo dies nicht der Fall ist, bleibt gewöhnlich in dem ursprünglichen Zelllumen Protoplasma unverbraucht zurück, analog dem Epiplasma bei der Sporenbildung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verschiedener Ascomyceten.“ [1] Es handelt sich hier also um ganz ähnliche Vorgänge, wie in den oben beschriebenen Cucurbitaceenhaaren. Der wesentliche Unterschied besteht bloss darin, dass in jeder einzelnen Bastzelle sich mehrere Plasmaportionen selbstständig einzukapseln vermögen, während in jeder Haarzelle bloss eine Plasmaportion sich einkapselt. Es war mir von vorneherein wahrscheinlich, dass dieses abweichende Verhalten der Bastzellen mit ihrer Vielkernigkeit zusammenhängen dürfte.

Von Treub [2] wurde bekanntlich gezeigt, dass die Bastzellen der Euphorbiaceen, Asclepiadeen, Apocyneen und Urticaceen typisch mehrkernig sind, und von mir wurde das Gleiche für die Bastzellen des Leins und verschiedener Leguminosen nachgewiesen. [3] Es handelte sich jetzt einfach darum, zu zeigen, dass jede eingekapselte Plasmaportion einer Bastzelle mindestens einen Zellkern besitzt. Die an älteren Bastzellen von *Nerium Oleander*, *Vinca minor* und *Linum usitatissimum* und *narbonense* angestellten Untersuchungen ergaben die Richtigkeit der oben erwähnten Vermuthung. Die aus Alkoholmaterial mit der Nadel herauspräparirten Bastzellen wurden in Borax-Carmin gebracht; nach einiger Zeit waren die kleinen, spindelförmigen oder rundlichen Zellkerne sehr schön tingirt und konnten nun leicht beobachtet werden. In grösseren, längeren Kapseln waren gewöhnlich mehrere Kerne vorhanden. Die kleinen und kleinsten eingekapselten Plasmapartien, auf welche besonders geachtet wurde, enthielten gewöhnlich bloss einen Kern. Nie wurde eine kernlose eingekapselte Plasmapartie beobachtet. Es ist daher der Schluss gerechtfertigt, dass auch in den Bastzellen der erwähnten Pflanzen nur kernhältige Plasmaportionen sich einzukapseln, d. h. mit neuen Zellhäuten zu umkleiden vermögen und dass die Mehrkernigkeit der Bastzellen die Einkapselung mehrerer Plasmaportionen ermöglicht.

Bereits Krabbe hat in seiner erwähnten Arbeit (l. c. S. 385) die encystirten Plasmapartien als einzelne „Zellen“ bezeichnet.

---

[1] L. c. S. 385.

[2] Archives Néerlandaises, T. XV, 1880.

[3] L. c. S. 127.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Berechtigung dieser Benennung ergibt sich aber erst aus dem vorstehend erbrachten Nachweise, dass die eingekapselten Plasmaportionen stets Kerne enthalten. Auch der von Krabbe gezogene Vergleich der Einkapselung mit der Askosporenbildung erscheint nunmehr vollkommen begründet, denn bei letzterer umgeben sich ja gleichfalls bloss kernhältige Plasmaportionen mit Zellhäuten. In den Bastzellen der Asclepiadeen etc. findet demnach häufig „freie Zellbildung" statt, sofern man es als charakteristisches Merkmal derselben ansieht, dass nicht der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen Verwendung findet. Da in den einkernigen Haarzellen der Cucurbitaceen die Mutterzelle bloss eine Tochterzelle bildet, so läge hier jene Modification der Vollzellbildung vor, bei welcher nicht der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle zur Bildung der Tochterzelle verbraucht wird. (Bildung der Eizellen in den Oogonien der Peronosporeen.) Übrigens ist es ziemlich gleichgiltig, ob man den besprochenen Encystirungsprocessen im Schema der Zellbildungsvorgänge überhaupt eine Stelle anweisen will oder nicht. Thatsache ist, dass es sich bei der besprochenen Einkapselung des Protoplasmas um Vorgänge in rein vegetativen Zellen handelt, deren Analoga bisher bloss im Bereich der Fortpflanzungsapparate bekannt und studirt waren.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Zelle eines Haares des Laubblattes von *Bryonia dioica*. Nach ausgiebiger Verdickung der Seitenwände hat sich die im unteren Theile der Zelle befindliche Plasmapartie, welche den Kern enthält, durch Bildung von Zellhautkappen eingekapselt. V. 520.

„ 2. Zelle eines Haares des Laubblattes von *Bryonia dioica*. Durch ringwulstförmige Verdickung der Seitenwände wurde der Protoplast stark eingeschnürt. Die kernhaltige Hälfte hat sich eingekapselt. V. 550.

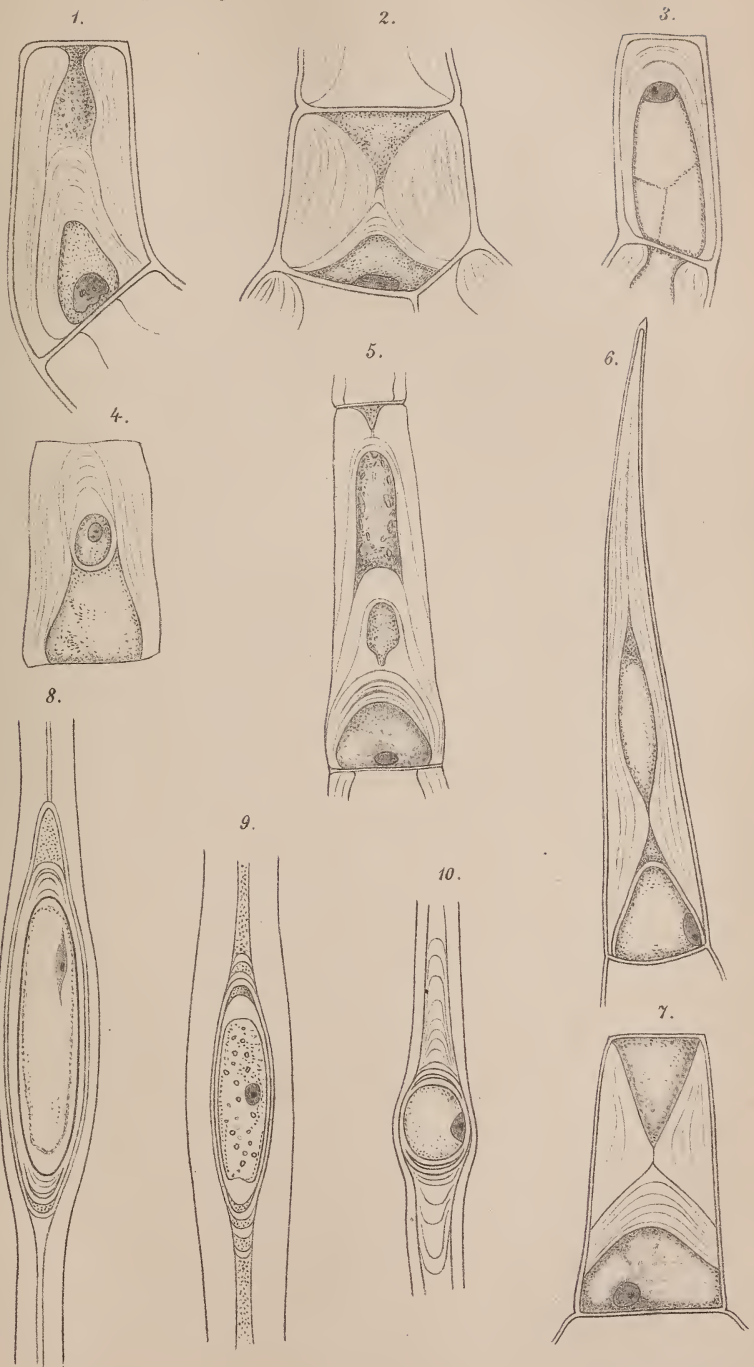
„ 3. Zelle eines Haares des Laubblattes von *Bryonia dioica*.

„ 4. Zelle eines Haares der Laubblattunterseite von *Momordica Elaterium*.

„ 5. Desgleichen. Vergl. den Text.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

G. Haberlandt: Einkapselung des Protoplasmas.



Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien, VII. Bez.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 6. Endzelle eines Haares der Laubblattunterseite von *Sicyos angulatus;* durch ringwulstförmige Verdickung der Seitenwände im unteren Theile der Zelle wurde der Protoplast in zwei Hälften zertheilt. Die kernhaltige Hälfte hat sich durch Bildung einer Zellhautkappe eingekapselt. Ein kleiner Theil des Protoplasmas wurde dabei oberseits abgetrennt. V. 620.

„ 7. Zelle eines Haares der Laubblattunterseite von *Sicyos angulatus*. Die ringwulstförmige Verdickung der Seitenwände beschränkt sich auf den oberen Theil der Zelle. Vollständige Durchschnürung des Protoplasten, partielle Einkapselung der kernhältigen Hälfte desselben. V. 620.

„ 8. Eingekapselte Plasmaportion mit Zellkern in einer localen Erweiterung einer älteren Bastzelle von *Nerium Oleander*. V. 450.

„ 9 u. 10. Eingekapselte Plasmaportionen in localen Erweiterungen der Bastzellen von *Linum narbonense*. V. 460.